DOI: 10.20103/j.stxb.202210182960

邵非凡, 陈禹含, 崔圆, 刘华兵, 杨梨萍, 陈炫铮, 黄文军, 罗芳丽. 北方典型沼泽湿地高低土壤水分下植物群落特征. 生态学报, 2023, 43(21): 8692-8703.

Shao F F, Chen Y H, Cui Y, Liu H B, Yang L P, Chen X Z, Huang W J, Luo F L. Plant community characteristics under low and high soil moisture conditions in typical marsh wetlands in northern China. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(21): 8692-8703.

北方典型沼泽湿地高低土壤水分下植物群落特征

邵非凡¹, 陈禹含¹, 崔圆¹, 刘华兵¹, 杨梨萍¹, 陈炫铮¹, 黄文军², 罗芳丽^{1,3,*}

1 北京林业大学生态与自然保护学院, 北京 100083

2 四川省林业科学研究院, 成都 610081

3 黄河流域生态保护国家林业和草原局重点实验室, 北京 100083

摘要: 北方沼泽湿地在水源供给、缓解水土流失、遏制草地沙化等方面具有重要作用, 明确其植物群落物种组成和多样性特征对提升其生态系统服务功能具有重要意义。目前, 在北方地区开展大尺度湿地植被调查的研究仍相对较少。土壤水分是驱动植物群落发展的主导环境因素之一, 为了解高低土壤水分背景下湿地植物群落特征差异及关键驱动要素, 对我国 7 个北方典型沼泽湿地的植物群落物种组成及多样性特征进行了调查, 分析了植物群落物种组成及多样性特征与环境因子的关系, 以及沼泽湿地植物群落内克隆植物的分布特征。研究发现不同沼泽湿地的植物群落物种组成和多样性差异显著, 但无明显的地带性分布规律, 物种分布呈现区域性。群落物种多样性受降水、温度、土壤养分等多种环境因素的共同影响。沼泽湿地高低土壤水分背景下植物群落的物种组成和多样性差异显著, 低土壤水分下植物群落物种多样性指数显著高于高土壤水分下植物群落。低土壤水分下物种多样性主要受降水和总氮影响, 而高土壤水分下物种多样性主要受温度和总磷的影响。高土壤水分下克隆植物物种数和盖度在沼泽湿地植物中占有较高的比例, 表明克隆植物比非克隆植物更适应高土壤水分环境。研究结果表明了 7 个沼泽湿地植被的区域性分布特征及受降水和温度的主要影响。随着土壤水分的升高, 植物群落多样性降低, 但克隆植物的重要性升高。因此, 未来降水和温度的变化可能将进一步影响湿地植被的组成和多样性特征。

关键词: 沼泽湿地; 植物群落; 物种组成; 多样性特征; 克隆植物

Plant community characteristics under low and high soil moisture conditions in typical marsh wetlands in northern China

SHAO Feifan¹, CHEN Yuhan¹, CUI Yuan¹, LIU Huabing¹, YANG Liping¹, CHEN Xuanzheng¹, HUANG Wenjun², LUO Fangli^{1,3,*}

1 School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 Sichuan Academy of Forestry, Chengdu 610081, China

3 The Key Laboratory of Ecological Protection in the Yellow River Basin of National Forestry and Grassland Administration, Beijing 100083, China

Abstract: Marsh wetlands in northern China play an important role in controlling water resource supply, mitigating soil erosion, and curbing grassland desertification. It is of great significance to clarify the species composition and diversity characteristics of these plant communities to improve their ecosystem service function. However, few studies have been conducted to investigate large-scale wetland vegetation in northern China. Soil moisture is one of the leading environmental factors driving the development of plant communities. In this study, we aimed to understand the characteristics of plant communities and key drivers of seven typical marsh wetlands in northern China. The relationship between the species composition, diversity characteristics and environmental factors, and the distribution characteristics of clonal species of

基金项目: 科技基础资源调查专项(2019FY100600); 国家自然科学基金项目(32071525)

收稿日期: 2022-10-18; 网络出版日期: 2023-06-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ecoluofangli@bjfu.edu.cn

plant communities under low and high soil moisture conditions of these wetlands were compared. The influences of environmental factors on community characteristics and distribution characteristics of clonal species were analyzed. The results showed that the species composition and diversity of plant communities among these marsh wetlands were significantly different, but there was no obviously zonal distribution pattern. In these marsh wetlands, the species distribution was regional. The species diversity of the communities was influenced by combination of the environmental factors, such as precipitation, temperature, and soil nutrients. The species composition and diversity of plant communities in marsh wetlands differed significantly between high and low soil moisture conditions. The species diversity indices of plant communities under low soil moisture condition were significantly higher than those under high soil moisture condition. The redundancy analyses of species diversity and environmental factors showed that environmental factors at low soil moisture conditions explained 98.96% of the variation in species diversity, which was mainly influenced by precipitation and total nitrogen, while environmental factors at high soil moisture conditions explained 99.02% of the variation in species diversity, which was mainly influenced by temperature and total phosphorus. The number and coverage of clonal plant species accounted for a high proportion in marsh wetland plants under high soil moisture condition, indicating that clonal species were more adaptable to high soil moisture condition than non-clonal species. The results indicated the regional distribution characteristics of marsh wetland vegetation in northern China and the main influences by precipitation and temperature. With the increase of soil moisture, the diversity of plant communities decreased, but the importance of clonal plants increased. Therefore, future changes in precipitation and temperature may further influence the composition and diversity characteristics of vegetation in the region.

Key Words: marsh wetland; plant community; species composition; diversity characteristics; clonal plant

植物群落组成和多样性特征及其影响因素研究对植被保护及可持续发展具有重要意义^[1]。植物群落物种多样性水平能反映植物资源的丰富程度,表征群落的稳定性和生产力状况^[2];同时,群落功能多样性不仅能体现物种功能性状的空间分布格局,也能反映环境因子对植物的影响以及植物不同功能性状之间的制约关系^[3-5]。因此,两者结合能综合反映植物群落多样性特征^[6]。在我国北方较为干旱的地区,降水格局直接影响土壤水分可利用性,是驱动植物群落发展的主导环境因素之一^[7],根据 IPCC 报告^[8],未来全球生态系统干旱程度增加,可能对湿地生态系统造成不可逆转的破坏,例如土壤水分波动较大,逐渐干旱化等。这些变化可能影响湿地植物的营养获取、繁殖分配和竞争关系,进而影响湿地植物群落的组成和结构^[9]。与陆生植被明显的地带性分布不同,受气候带环境因素以及非地带性因素(如降水、地下水、地表水、地貌部位或地表组成物质等)的共同影响,湿地植被分布地带性相对较弱,但目前相关的研究结论并不一致^[10-11]。目前,国内外相关研究较多地关注局域尺度下(如单一湿地、湖泊、河流)多样性特征,对大尺度下湿地植物群落多样性特征及影响因素的研究相对较少^[12]。因此,基于土壤水分梯度下探讨我国北方湿地植物群落组成及多样性特征的关键驱动要素,对于该区域湿地生态系统的多样性维持与管理具有重要意义。

典型的湿地植物大多数是克隆植物^[13]。湿地克隆植物在维持湿地植物群落的物种多样性、营养物质循环和群落稳定等方面发挥着重要作用^[14]。研究发现,三江平原典型湿地植被的扩散过程主要通过克隆繁殖^[15];巴西潘塔纳尔湿地岸生生境中克隆植物的盖度是非克隆植物的 30 倍,而其水生生境中克隆植物的盖度是非克隆植物的 110 倍^[16]。在自然环境下,克隆植物能够通过克隆繁殖产生于与“母体”基因完全相同的后代^[17]。与非克隆植株相比,克隆植物的克隆繁殖过程缺乏减数分裂,母体对环境作用的“记忆”能有效地传递给子代,因此,克隆植物具有对环境更强的适应性^[18-19]。此外,在异质资源环境下,克隆植物所特有的行为特征(如觅食行为、克隆整合、克隆分工、死亡风险分摊等)也有利于克隆植物的繁殖和扩散^[20-21]。随着湿地土壤水分含量增加,植物更倾向于选择克隆繁殖以逃避适应土壤水饱和甚至淹水环境,这主要是由于克隆繁殖成本相对较低以及不利条件下有性繁殖受限^[22]。同时,有的克隆植物苦草(*Vallisneria spiralis*)也可通过提高植株地上部分的相对生物量分配,同时缩短繁殖体之间的距离(即分株之间地下茎或匍匐茎的长度),将

分株分布方式转变为“密集型”分布以有效适应土壤水分的异质性分布^[23-24]。因此,有必要明确湿地植物群落中克隆植物的分布特征。

北方地区内陆沼泽湿地在缓解水土流失、遏制草地沙化、水源供给等方面具有不可替代的作用,能够维持区域的土壤水盐平衡和地表环境稳定^[25]。湿地植物群落能增加该区域生境的异质性,保护水源,减少土壤侵蚀^[26]。在气候变化和人类活动的双重影响下,该区域湿地生态系统受到破坏,湿地面积逐渐缩小^[27-28]。目前,已有学者对张掖湿地、新疆艾比湖等湿地植物群落多样性进行了研究,研究发现土壤水分是决定湿地植被组成的关键因子^[11, 23],然而,对该区域大尺度湿地植物群落组成和多样性的研究仍相对较少。为了解该区域高低土壤水分背景下湿地植物群落特征差异及其可能的影响因素,本研究以北方典型沼泽湿地为研究对象,分析了湿地高低土壤水分背景下植物群落物种组成与环境因子间的关系,试图明确以下两个科学问题:(1)沼泽湿地植物群落物种组成及多样性特征的关键驱动要素?(2)沼泽湿地植物群落内克隆植物的分布特征?

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区域地处欧亚大陆内部,夏季风对其影响较小,海洋气流受到山岭阻挡,因此气候比较干旱,属于温带大陆性气候^[29]。该区域年降水量较少,并且蒸发量大于降水量。该区域地形多变,受气候变化及人为放牧影响,生态环境脆弱。所研究的沼泽湿地包括老潼关地区沼泽、河津地区沼泽、红碱淖秃尾河沼泽、乌拉盖沼泽、科尔沁沼泽、查干淖尔沼泽和达里诺尔沼泽(表1;图1)。

表1 7个北方典型沼泽湿地的环境指标

Table 1 Environmental indices of seven typical marsh wetlands in northern China

沼泽湿地 Marsh wetlands	纬度 Latitude/E	经度 Longitude/N	降水天数 PDays/d	年均降雨量 MAP/mm	年均温 MAT/°C	最高温极值 Tmax/°C	最低温极值 Tmin/°C
潼关地区湿地 Wetlands in Tongguan area	110°18'30"	35°2'38"	126	907.4	7.2	26.5	-22.7
河津地区湿地 Wetlands in Hejin area	110°32'15"	35°30'7"	82	605.8	14.9	39.0	-12.4
红碱淖秃尾河湿地 Hongjiannao Tuwei River	109°54'41"	39°7'22"	78	476.9	8.0	32.4	-22.7
乌拉盖湿地 Ulagai Wetland	119°29'19"	45°53'58"	73	452.8	7.1	37.3	-25.4
科尔沁湿地 Horqin Wetland	121°57'1"	45°8'28"	73	526.2	7.9	38.3	-23.4
查干淖尔湿地 Chagan Nur Wetland	114°48'39"	43°16'41"	96	567.9	3.0	35.1	-33.9
达里诺尔湿地 Dalinore Wetland	116°43'19"	43°14'56"	98	926.9	2.8	36.4	-34.4

PDays:降水天数 Precipitation days; MAP:年降水量 Mean annual precipitation; MAT:年均温 Mean annual temperature; Tmax:最高温度 Maximum temperature; Tmin:最低温度 Minimum temperature

1.2 样地设置及群落调查

2021年9月,对上述7个沼泽湿地开展野外群落调查及土壤样品采集。在每个沼泽湿地区域内设置2种不同的土壤水分梯度,包括低土壤含水量(15%—50%)和高土壤含水量(50%—100%)。在每个土壤水分梯度下各选择10个样方,每个样方面积为5 m×5 m,相邻样方至少间隔1 km。实验设置为:7个沼泽湿地×2种土壤水分梯度×10个样方,共140个样方。记录各样方内所有植物物种的名称、株高和盖度,同时,记录各样方的纬度和土壤水分含量。

1.3 土壤样品采集及理化性质测定

在每个样方中,去除土壤表层枯落物后,使用直径35 mm的土钻,通过5点取样法采集样方内土壤,采集

图 1 研究选取的 7 个北方典型沼泽湿地的位置分布图

Fig.1 Location of the seven typical marsh wetlands in northern China selected for the study

深度为 5 cm。剔除内部根系后,混合放入自封袋并置于黑暗冷藏环境中保存。土壤带回实验室风干后,研磨过 100 目筛,用于后续测定。土壤 1:5 土水比震荡 0.5 h,静置 1 h 后,使用 pH 计(PHB-3,上海三信仪表厂,中国)测定土壤的 pH 值,使用电导率仪(FE30,梅特勒-托利多仪器有限公司,中国)测定土壤的电导率(EC)。土壤经盐酸溶液浸泡,去离子水洗净,烘干后采用 TOC 分析仪燃烧法(multiN/C 3100,耶拿公司,德国)测定土壤有机碳(SOC);采用 TOC 分析仪燃烧法(multiN/C 3100,耶拿公司,德国)测定土壤总碳(TC)。称取 5 g 土壤,加入 5 ml H_2SO_4 和 0.5 ml $HClO_4$ 消煮后,使用流动分析仪(AA3, SEAL Analytical GmbH, 德国)测定土壤的总氮(TN)和总磷含量(TP)^[30]。

1.4 群落多样性指标测定

使用群落样方调查中物种的盖度数据计算各样方的 Shannon-Wiener 多样性指数、Margalef 丰富度指数、Simpson's 多样性指数。其中,Shannon-Wiener 多样性指数可以反映群落丰富度和个体分布均匀性,数值越高代表群落组成越复杂;Margalef 丰富度指数指群落或环境中物种数目的多少;Simpson's 多样性指数描述从一个群落连续两次抽样所得到的个体属于同一种的概率,数值越高代表多样性越高^[31-32]。此外,选取高度、生活型(草本/木本)、生活史(一年生/二年生/多年生/一年生或二年生;一年生或多年生;一、二年生;一至二年生)、克隆性(具有/不具有)四种性状计算了植物群落的功能多样性指数^[33];功能离散度指数^[34]、功能分散度指数^[35]和二次熵指数^[36]。

1.5 数据分析

在距离各沼泽湿地最近的气象站点收集该区域近 10 年的环境数据,包括年平均气温、最高/低气温极值、降水天数、降水量,计算近 10 年数据的均值。根据样方调查数据计算每个样方中各物种的重要值,计算公式:重要值 = (相对高度+相对盖度)/2。利用 Excel 中的宏程序计算各样方的物种多样性指标,所有样地的高低土壤水分的结果分别用高低土壤水分下所有样方中包含的全部物种盖度计算。植物功能性状赋值后,使用 R 4.1.2 中 FD 包计算各样方的功能多样性指数,所有样地的高低土壤水分的结果分别用所有样方高低土壤水分中包含的全部物种性状赋值计算。使用单因素方差分析(One-way ANOVA)分析了不同沼泽湿地植物群落物种多样性指数、功能多样性指数、克隆与非克隆植物物种数的差异显著性,并通过 LSD 对差异显著性进行了多重比较。使用独立样本 T 检验(Independent-sample T test)对高低土壤水分下植物群落的上述指标以及克隆与非克隆植物盖度比进行了分析,结果使用平均值±标准误差表示。所有分析均使用 SPSS 22.0 (IBM

Corp., Armonk, NY, USA) 进行。以环境因子为解释变量,以植物群落多样性指数和克隆与非克隆植物盖度比为响应变量,使用 Canoco 5.12 软件(Micro Power, NY, USA) 进行冗余分析(Redundancy analysis, RDA)。

2 结果

2.1 沼泽湿地植物群落的物种组成和多样性特征

不同沼泽湿地植物群落的物种组成差异明显(表 2)。低土壤水分下不同沼泽湿地植物物种数从高到低依次为科尔沁湿地、达里诺尔湿地、乌拉盖湿地、潼关地区湿地、河津地区湿地、查干淖尔湿地和红碱淖秃尾河湿地;高土壤水分下不同沼泽湿地植物物种数从高到低依次为乌拉盖湿地、科尔沁湿地、潼关地区湿地、河津地区湿地、达里诺尔湿地、红碱淖秃尾河湿地和查干淖尔湿地。低土壤水分下的群落物种数总体高于高土壤水分下的物种数,芦苇在高低土壤水分下均有广泛分布(表 2)。在低土壤水分下,芦苇的重要值最高,其次为香蒲(*Typha orientalis*)和三轮草(*Cyperus orthostachyus*);在高土壤水分下,芦苇的重要值最高,其次为拂子茅(*Calamagrostis epigeios*)。同一沼泽湿地的高低土壤水分下植物群落的物种组成也差异明显(表 2)。潼关地区湿地低和高土壤水分下重要值较高的物种(>0.1)分别为芦苇、钻叶紫菀(*Symphotrichum subulatum*)、香蒲和荻(*Miscanthus sacchariflorus*)、香蒲、芦苇、钻叶紫菀、水蓼(*Persicaria hydropiper*)^[37];河津地区湿地低和高土壤水分下重要值较高的物种分别为芦苇、稗(*Echinochloa crus-galli*)、香蒲和钻叶紫菀、芦苇、钻叶紫菀、稗;红碱淖秃尾河湿地低和高土壤水分下重要值较高的物种分别为芦苇、拂子茅、风毛菊(*Saussurea japonica*)、白苞蒿(*Artemisia lactiflora*)和香蒲、芦苇;达里诺尔湿地低和高土壤水分下重要值较高的物种分别为拂子茅、芦苇和车前(*Plantago asiatica*)、芦苇、毒芹(*Cicuta virosa*)、三轮草;查干淖尔湿地低和高土壤水分下重要值较高的物种分别为芦苇、毛茛(*Ranunculus japonicus*)和三轮草、芦苇、三轮草;科尔沁湿地低和高土壤水分下重要值较高的物种均为白茅(*Imperata cylindrica*)和羊草(*Leymus chinensis*);乌拉盖湿地低和高土壤水分下重要值较高的物种分别为地榆(*Sanguisorba officinalis*)、芦苇、拂子茅和车前、拂子茅、地榆、三轮草、水蓼(表 2)。

表 2 7 个北方典型沼泽湿地高低土壤水分下植物群落物种组成及重要值

Table 2 Species composition and species important values of plant communities under low and high soil moisture in seven typical marsh wetlands distributed in northern China

沼泽湿地 Marsh wetlands	土壤水分含量 Soil moisture	物种数 Species number	物种重要值 Species importance value
潼关地区湿地 Wetlands in Tongguan area	低	8	芦苇*(0.30)>钻叶紫菀(0.26)>香蒲*(0.17)>荻*(0.12)>水蓼(0.09)>狗尾草(0.02)=长芒稗(0.02)>鳢肠(0.01) <i>Phragmites australis</i> *(0.30)> <i>Symphotrichum subulatum</i> (0.26)> <i>Typha orientalis</i> *(0.17)> <i>Miscanthus sacchariflorus</i> *(0.12)> <i>Persicaria hydropiper</i> (0.09)> <i>Setaria viridis</i> (0.02)= <i>Echinochloa caudata</i> (0.02)> <i>Eclipta prostrata</i> (0.01)
	高	8	香蒲*(0.30)>芦苇*(0.28)>钻叶紫菀(0.18)>水蓼(0.15)>荻*(0.04)>地笋*(0.03)>鳢肠(0.01)=香附子*(0.01) <i>Typha orientalis</i> *(0.30)> <i>Phragmites australis</i> *(0.28)> <i>Symphotrichum subulatum</i> (0.18)> <i>Persicaria hydropiper</i> (0.15)> <i>Miscanthus sacchariflorus</i> *(0.04)> <i>Lycopus lucidus</i> *(0.03)> <i>Eclipta prostrata</i> (0.01)= <i>Cyperus rotundus</i> *(0.01)
河津地区湿地 Wetlands in Hejin area	低	7	芦苇*(0.29)>稗(0.26)>香蒲*(0.14)>钻叶紫菀(0.13)>狗尾草(0.08)>水蓼(0.06)>香附子*(0.05) <i>Phragmites australis</i> *(0.29)> <i>Echinochloa crus-galli</i> (0.26)> <i>Typha orientalis</i> *(0.14)> <i>Symphotrichum subulatum</i> (0.13)> <i>Setaria viridis</i> (0.08)> <i>Setaria viridis</i> <i>Persicaria hydropiper</i> (0.06)> <i>Cyperus rotundus</i> *(0.05)
	高	6	芦苇*(0.51)>钻叶紫菀(0.21)>稗(0.11)>香蒲*(0.07)>香附子*(0.06)>蕪草*(0.04) <i>Phragmites australis</i> *(0.51)> <i>Symphotrichum subulatum</i> (0.21)> <i>Echinochloa crus-galli</i> (0.11)> <i>Typha orientalis</i> *(0.07)> <i>Cyperus rotundus</i> *(0.06)> <i>Schoenoplectus triquetus</i> *(0.04)

续表

沼泽湿地 Marsh wetlands	土壤水分含量 Soil moisture	物种数 Species number	物种重要值 Species importance value
红碱淖秃尾河湿地 Hongjiannao Tuwei River	低	6	芦苇*(0.36)>拂子茅*(0.27)>风毛菊(0.14)>白苞蒿*(0.10)= 香蒲*(0.10) >碱蓬(0.02) <i>Phragmites australis</i> *(0.36)> <i>Calamagrostis epigeios</i> *(0.27)> <i>Saussurea japonica</i> (0.14)> <i>Artemisia lactiflora</i> *(0.10)= <i>Typha orientalis</i> *(0.10)> <i>Suaeda glauca</i> (0.02)
	高	3	芦苇*(0.81)>香蒲*(0.15)>荸荠*(0.05) <i>Phragmites australis</i> *(0.81)> <i>Typha orientalis</i> *(0.15)> <i>Eleocharis dulcis</i> *(0.05) 拂子茅*(0.31)>芦苇*(0.25)>车前(0.10)>胡枝子(0.08)= 白茅*(0.08)>三轮草* (0.05)>旋覆花*(0.04)>翅果菊(0.02)>鸡眼草(0.01)= 毛茛*(0.01)= 梅花草(0.01) = 菱蒿(0.01)= 蕨麻*(0.01)= 草木犀(0.01)= 獐牙菜(0.01)
达里诺尔湿地 Dalinore Wetland	低	15	<i>Calamagrostis epigeios</i> *(0.31)> <i>Phragmites australis</i> *(0.25)> <i>Plantago asiatica</i> (0.10)> <i>Lespedeza bicolor</i> (0.08)= <i>Imperata cylindrica</i> *(0.08)> <i>Cyperus orthostachyus</i> * (0.05)> <i>Inula japonica</i> *(0.04)> <i>Lactuca indica</i> (0.02)> <i>Kummerowia striata</i> (0.01)= <i>Ranunculus japonicus</i> *(0.01)= <i>Parnassia palustris</i> (0.01)= <i>Artemisia selengensis</i> (0.01)= <i>Argentina anserina</i> *(0.01)= <i>Melilotus officinalis</i> (0.01)= <i>Swertia bimaculata</i> (0.01)
	高	6	芦苇*(0.56)>毒芹*(0.27)>三轮草*(0.14)>薄荷*(0.02)>拂子茅*(0.01)= 水蓼(0.01) <i>Phragmites australis</i> *(0.56)> <i>Cicuta virosa</i> *(0.27)> <i>Cyperus orthostachyus</i> *(0.14)> <i>Mentha canadensis</i> *(0.02)> <i>Calamagrostis epigeios</i> *(0.01)= <i>Persicaria hydropiper</i> (0.01)
查干淖尔湿地 Chagan Nur Wetland	低	7	芦苇*(0.42)>毛茛*(0.33)>三轮草*(0.14)>蕨麻*(0.09)>西伯利亚(0.03)> 蒲公英(0.01)= 香蒲*(0.01) <i>Phragmites australis</i> *(0.42)> <i>Ranunculus japonicus</i> *(0.33)> <i>Cyperus orthostachyus</i> * (0.14)> <i>Argentina anserina</i> *(0.09)> <i>Knorringia sibirica</i> (0.03)> <i>Taraxacum</i> <i>mongolicum</i> (0.01)= <i>Typha orientalis</i> *(0.01)
	高	2	芦苇*(0.71)>三轮草*(0.18) <i>Phragmites australis</i> *(0.71)> <i>Cyperus orthostachyus</i> *(0.18)
科尔沁湿地 Horqin Wetland	低	12	白茅*(0.28)>羊草*(0.25)>笕子梢(0.06)>藜(0.04)>细柄草*(0.03)>狗尾草 (0.02)= 山韭*(0.02)>青蒿(0.01)= 委陵菜*(0.01)>碱蓬(0.005)>拂子茅* (0.004)= 猪毛蒿(0.004) <i>Imperata cylindrica</i> *(0.28)> <i>Leymus chinensis</i> *(0.25)> <i>Campylotropis macrocarpa</i> (0.06)> <i>Chenopodium album</i> (0.04)> <i>Capillipedium parviflorum</i> *(0.03)> <i>Setaria</i> <i>viridis</i> (0.02)= <i>Allium senescens</i> *(0.02)> <i>Artemisia caruifolia</i> (0.01)= <i>Potentilla</i> <i>chinensis</i> *(0.01)> <i>Suaeda glauca</i> (0.005)> <i>Calamagrostis epigeios</i> *(0.004)= <i>Artemisia scoparia</i> (0.004)
	高	9	白茅*(0.37)>羊草*(0.29)>拂子茅*(0.08)= 笕子梢(0.08)>木贼*(0.07)> 细柄草*(0.06)>空轴茅(0.03)>芦苇*(0.02)>大籽蒿(0.01) <i>Imperata cylindrica</i> *(0.37)> <i>Leymus chinensis</i> *(0.29)> <i>Calamagrostis epigeios</i> * (0.08)= <i>Campylotropis macrocarpa</i> (0.08)> <i>Equisetum hyemale</i> *(0.07)> <i>Capillipedium parviflorum</i> *(0.06)> <i>Mnesithea striata</i> (0.03)> <i>Phragmites australis</i> * (0.02)> <i>Artemisia sieversiana</i> (0.01)
乌拉盖湿地 Ulagai Wetland	低	10	地榆(0.29)>芦苇*(0.28)>拂子茅*(0.27)>车前(0.08)>三轮草*(0.03)>旋覆 花*(0.02)= 獐牙菜(0.02)>木贼*(0.01)= 蒙古蒿(0.01)= 画眉(0.01) <i>Sanguisorba officinalis</i> (0.29)> <i>Phragmites australis</i> *(0.28)> <i>Calamagrostis</i> <i>epigeios</i> *(0.27)> <i>Plantago asiatica</i> (0.08)> <i>Cyperus orthostachyus</i> *(0.03)> <i>Inula</i> <i>japonica</i> *(0.02)= <i>Swertia bimaculata</i> (0.02)> <i>Equisetum hyemale</i> *(0.01)= <i>Artemisia mongolica</i> (0.01)= <i>Eragrostis pilosa</i> (0.01)
	高	10	拂子茅*(0.36)>地榆(0.19)>三轮草*(0.17)>水蓼(0.15)>画眉草(0.04)>白 茅*(0.03)>怪柳(0.02)>木贼*(0.01)= 车前(0.01)>旋覆花*(0.004) <i>Calamagrostis epigeios</i> *(0.36)> <i>Sanguisorba officinalis</i> (0.19)> <i>Cyperus</i> <i>orthostachyus</i> *(0.17)> <i>Persicaria hydropiper</i> (0.15)> <i>Eragrostis pilosa</i> (0.04)> <i>Imperata cylindrica</i> *(0.03)> <i>Tamarix chinensis</i> (0.02)> <i>Equisetum hyemale</i> *(0.01) = <i>Plantago asiatica</i> (0.01)> <i>Inula japonica</i> *(0.004)

* 表示湿地中克隆植物;低和高土壤水分含量分别指土壤含水量为15%—50%和50%—100%

不同沼泽湿地植物群落的物种多样性指数差异显著($P < 0.05$; 图2)。乌拉盖湿地植物群落的 Shannon-Wiener 多样性和 Margalef 丰富度指数均显著高于红碱淖和查干淖尔湿地($P < 0.05$)。除红碱淖和查干淖尔湿地外,其他湿地物种多样性指数差异不显著。土壤水分含量显著影响湿地植物群落的物种多样性(图2)。红碱淖、达里诺尔和查干淖尔湿地以及所有湿地合并后低土壤水分下植物群落的 Shannon-Wiener 和 Margalef 丰富度指数显著高于高土壤水分($P < 0.05$; 图2)。查干淖尔湿地低土壤水分下植物群落的 Simpson's 多样性指数显著高于高土壤水分($P < 0.01$);然而,潼关地区湿地植物群落 Simpson's 多样性指数的表现刚好相反($P < 0.05$; 图2)。与物种多样性不同,不同沼泽湿地植物群落间仅离散度指数具有显著差异,分散度和二次熵指数在不同湿地间均差异不显著(附录1)。各湿地高低土壤水分间植物群落的功能多样性指数也无显著差异。

图2 不同沼泽湿地高低土壤水分条件下植物群落的 Shannon-Wiener 多样性指数、Margalef 丰富度指数和 Simpson's 多样性指数

Fig.2 Shannon-wiener diversity, Margalef richness, and Simpson's diversity of plant communities under low and high soil moisture conditions in different marsh wetland

不同字母表示不同沼泽湿地间多样性指数具有显著差异($P < 0.05$); * 表示各沼泽湿地高低土壤水分下多样性指数具有显著差异; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$

2.2 沼泽湿地植物群落中克隆与非克隆植物的物种数和盖度比

克隆植物的物种数和盖度在沼泽湿地植物中占有较高的比例(图3)。潼关地区、河津地区、达里诺尔、科尔沁和乌拉盖湿地植物群落的总物种数显著高于红碱淖和查干淖尔湿地($P < 0.05$; 图3)。红碱淖、达里诺尔、查干淖尔湿地以及所有湿地合并后低土壤水分下植物群落物种数显著高于高土壤水分下植物群落($P < 0.05$)。低土壤水分条件下,红碱淖和查干淖尔湿地植物群落中克隆植物的物种数显著高于非克隆植物;高土壤水分条件下,除河津湿地外,其它湿地以及所有湿地合并后克隆植物的物种数均显著高于非克隆植物物种数($P < 0.05$; 图3)。同时,达里诺尔湿地以及所有湿地合并后高土壤水分下植物群落中克隆植物的盖度比也显著高于低土壤水分($P < 0.05$; 图3)。

2.3 沼泽湿地植物群落组成和多样性特征与环境因子的关系

冗余分析结果表明在低和高土壤水分下环境因子分别解释了群落组成和多样性 98.96%和 99.02%的变异(图4)。在低土壤水分下,Simpson's 多样性指数和 Shannon-Wiener 多样性指数与降水天数、土壤电导率(EC)、土壤总氮(TN)和土壤总磷(TP)呈正相关关系,与最高气温极值和土壤 pH 值呈负相关关系。丰富度指数与土壤溶解有机碳(SOC)和降水量呈正相关关系,与平均气温和最低气温极值呈负相关关系。克隆与非克隆植物盖度比与最高气温极值呈正相关关系,与降水天数、土壤 EC、TN、TP 呈负相关关系。在高土壤水分下,Simpson's 多样性指数、Shannon-Wiener 多样性指数和丰富度指数与降水量、最低气温极值、平均气温和土

图3 不同沼泽湿地高低土壤水分条件下克隆与非克隆植物的物种数和盖度比

Fig.3 Species number and coverage ratio of clonal to non-clonal species in different wetlands under low and high soil moisture conditions

不同字母表示不同沼泽湿地间物种数具有显著差异 ($P < 0.05$); 蓝色 * 表示各沼泽湿地高低土壤水分下物种数具有显著差异; 黑色 * 表示各沼泽湿地高低土壤水分下克隆和非克隆植物物种数具有显著差异; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$

壤 TN、TP 呈正相关关系,与土壤 pH 值呈负相关关系。克隆与非克隆植物盖度比与土壤 pH 值和最高气温极值呈正相关关系,与降水天数、降水量、最低气温极值和土壤 TN、TP 呈负相关关系。

图4 低和高土壤水分条件下环境因素、植物群落多样性以及克隆和非克隆植物盖度比的冗余分析

Fig.4 Redundancy analyses of environmental factors and plant community diversity and coverage ratios of clonal and non-clonal plants under low and high soil moisture conditions

3 讨论

3.1 沼泽湿地植物群落特征差异及影响因素

研究表明不同沼泽湿地的植物群落物种组成和多样性差异明显,但无明显的地带性分布规律(表2;图2)。已有研究表明,受地形、气候、水文、人为等因素影响,不同湿地植物种类组成差异明显,甚至同一块湿地中植物群落多样性的决定因素也不同,因此影响湿地植物群落组成和结构的驱动因子尚未达成共识^[39,68]。研究表明每种湿地植物都有特定的分布区域,植物可以通过调整自身的适应能力来应对环境,保证其在群落

内的生长及扩散^[38-39]。结果表明湿地植被分布呈现区域性,在潼关地区湿地、河津地区湿地和红碱淖秃尾河湿地中芦苇和香蒲分布较广;在达里诺尔湿地、查干淖尔湿地、科尔沁湿地和乌拉盖湿地中,羊草、芦苇和拂子茅分布较广(表2)。在所调查区域中,潼关地区湿地、河津地区湿地、红碱淖秃尾河湿地与内蒙古地区湿地植物群落差异较大,这可能受到土壤及水分条件的影响^[40]。内蒙古地区土壤质地多为砂土,土壤空隙较大,而山西、陕西地区湿地多为壤土,蓄水能力较强,更适宜根系发达的植物生长^[41]。此外,内蒙古植被调查研究发现水分在较大尺度上影响各地区植被分布,而盐分作为重要的非地带性因素,是相对较小研究尺度上决定植物隐域性的关键因素^[42]。

沼泽湿地植物群落多样性与环境因子的冗余分析表明群落物种多样性是由多种环境资源可利用程度共同决定的(图4)^[43]。首先,沼泽湿地植物群落多样性受其生境本底值的影响,比如土壤理化性质^[63]。在所调查的湿地中,红碱淖秃尾河湿地的土壤盐渍化程度相对较高,植物群落物种组成趋向于简单化,植被组成的地带性逐渐消失,物种多样显著低于其他湿地^[43]。其次,环境因子可以对植物群落产生影响,尤其是在土壤水分缺乏地区,植物群落受降水量影响较强^[44-45]。结果显示红碱淖秃尾河湿地、达里诺尔湿地、查干淖尔湿地三个沼泽湿地年降水量及降水天数普遍低于其他沼泽湿地,同样地,在草地、灌木群落物种多样性与降水量研究中发现,物种多样性与降水量呈正相关关系^[46]。阿拉善左旗地区植被调查结果显示,海拔、地形等因素引起的区域温度差异能够导致物种分布格局发生改变^[47]。研究结果表明高低土壤水分下克隆植物盖度比均与最高温极值呈正相关关系(图4)。温度对植物的光合及生理指标的影响一般取决于最高温是否超过植物的最适温度^[47]。温度显著影响克隆植物的适合度,例如三江蕨草(*Schoenoplectus nipponicus*)克隆分株的存活率随着温度的升高而升高,在最适温度条件下,分株存活率随土壤盐度升高而降低^[48];而姜花(*Hedychium coronarium*)的分株生物量和株高在35℃时显著低于25℃^[49]。不同植物物种对温度的响应不同,进而影响植物群落的物种组成。

3.2 高低土壤水分间植物群落特征差异及影响因素

高低土壤水分条件下沼泽湿地植物群落的物种组成和多样性差异明显(表1;图2)。低土壤水分下的群落物种数总体高于高土壤水分下的物种数。低土壤水分下植物群落的优势种为芦苇、香蒲和三轮草,而高土壤水分下植物群落的优势种为芦苇和拂子茅。研究结果表明土壤水分可以影响湿地植物群落的物种组成,这与以往的研究结果一致^[50]。当土壤水分含量较高时,植物容易处于缺氧状态,植物生长受到抑制,仅具有较强耐淹水能力的物种可以在复杂的湿地水文条件下生存。耐淹水植物可以通过加宽或加深根系在土壤中的分布提高对氧气的吸收,同时抑制根系生长降低氧气消耗以适应高的土壤水分含量^[51-52]。

沼泽湿地低土壤水分的植物群落物种多样性指数显著高于高土壤水分的植物群落(图2)。这可能是由于湿地土壤水分相对较低的环境具有较高的生境异质性,深根系植物和浅根系植物互利共生的土壤水分利用机制,支持多物种共生。以往学者对三峡大坝太平口心滩和鄱阳湖湿地植物群落分布的研究也发现植物群落多样性随河岸或湖岸土壤水分降低而升高^[53]。此外,以往研究还发现当植物群落受到的非生物环境胁迫(如淹水)增强,湿地植被群落物种多样性会显著降低^[54]。受到长期淹水影响,土壤养分也会对湿地植物群落多样性产生较大影响。高土壤水分生境中土壤有机碳含量较高,土壤有机养分封闭,这也可能导致优势种增加,物种多样性降低^[55]。低土壤水分下植物群落功能多样性可能是由于环境过滤作用,如土壤盐度增加、土壤养分降低生境变化导致生态位空间改变,进而引起物种性状分化。低土壤水分植物群落通常能够提高其抗逆能力,缓冲环境因子带来的负面影响^[56-57]。因此,低土壤水分生境物种间互补作用较高,有更多的物种共存,性状分化程度高。相反,高土壤水分下植物群落性状趋于适应土壤水分策略趋同发展,物种间的性状差异变小^[58-59]。然而,研究结果表明低土壤水分下功能性状高于高土壤水分生境,但并未达到显著水平,可能是由于湿地中低土壤水分也处于相对胁迫生境,湿地高低土壤水分植物性状分化较小。

沼泽湿地低土壤水分下物种多样性主要受降水、土壤养分影响,而高土壤水分下物种多样性主要受温度的影响(图4)。在高土壤水分下,植物地下部分生长因缺氧受限,较高的温度能促进植物的地上部分生长,从

而提高植被的覆盖率^[60]。高低土壤水分下,植物群落物种多样性受到土壤营养元素的影响,研究发现低土壤水分群落物种多样性受土壤总氮限制,高土壤水分群落物种多样性受土壤总磷限制(图4)。所研究区域土壤中的氮元素大多数来源于凋落物分解^[61],例如红碱淖湿地土壤盐渍化程度较高,微生物分解及矿化作用较弱,因此该区域土壤氮含量较低^[62]。在低土壤水分下,降水能够缓解土壤水分及养分限制,提高土壤酶活性,使更多的物种能够共存,从而提高群落的物种多样性^[63]。与以往研究结果一致,多样性较高的植物群落往往具有较高的氮利用效率,土壤氮成为限制低土壤水分植被生长的因素,而磷往往是高土壤水分下的主要限制性营养元素^[64-65]。

3.3 沼泽湿地植物群落中克隆植物分布

克隆植物在所调查的沼泽湿地植物群落中占有较高的比例和较高的重要值(表2)。沼泽湿地高土壤水分下植物群落中克隆植物的物种数和盖度均显著高于非克隆植物(图3)。高土壤水分下克隆植物相对重要值较高,表明克隆植物比非克隆植物更适应高土壤水分生境。这可能是由于克隆植物可以通过分株间的风险分摊以逃避胁迫环境,通过分株间的克隆整合以提高分株间养分和水分传递效率^[33,52]。同时,许多耐水淹的克隆植物长期处于淹水状态下,通过形成不定根以提高植株对氧气的获取。高土壤水分下克隆植物盖度比增加,可能是因为克隆植株具有较强的资源分配能力,植物的光合产物主要向茎和叶转移,增加地上生物量的分配以提高氧气的传输能力^[66]。已有研究表明水生植物如芦苇和扁秆荆三棱(*Bolboschoenus planiculmis*)可以通过根茎伸长和茎叶扩展等逃逸策略来适应厌氧环境^[14,67]。另一方面,水生植物芽库对土壤水分较为敏感,芽萌发率随土壤水分含量升高而升高。另外,研究发现沼泽湿地中克隆植物与非克隆植物盖度比与最高温极值呈显著正相关关系。在高土壤水分下,较高的温度能够加速土壤中氮的矿化速率,为克隆植物生长提供充足的养分,促进植物生长^[68]。因此,克隆植物比非克隆植物更能适应沼泽湿地土壤水分含量高的生境^[69]。

4 结论

基于对我国7个北方典型沼泽湿地植物群落特征的研究发现,湿地植物群落无明显的地带性分布规律,物种分布呈现区域性,多样性特征受降水、温度、土壤养分、盐分等环境因素的共同影响。高低土壤水分条件下湿地植物群落的物种多样性差异显著,低土壤水分生境物种多样性较高,而克隆植物与高土壤水分生境有较好的适合度,支持生态位较宽的物种生存。研究结果有助于深入了解我国北方沼泽湿地植物群落状况,及其对土壤水分的适应性,能为该区域湿地植被保护与修复提供一定的理论依据。后期在探究沼泽湿地植物群落特征变化的内在机制方面还需开展深入研究。

参考文献(References):

- [1] White H J, Pakeman R J, Buckley Y M. Common species contribute little to spatial patterns of functional diversity across scales in coastal grasslands. *Journal of Ecology*, 2022, 110(5): 1149-1160.
- [2] Zhang L P, Deng L, Sun T, Fei K, Song N, Wang X. Features of plant community and driving forces of plant community succession in the typical desert wetlands. *Sustainability*, 2022, 14(4): 8430.
- [3] Mouillot D, Norman Mason W H, Dumay O. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia*, 2005, 142(3): 353-359.
- [4] Yan Y Z, Zhang Q, Buyantuev A, Liu Q F, Niu J M. Plant functional β diversity is an important mediator of effects of aridity on soil multifunctionality. *Science of the Total Environment*, 2020, 726: 138529.
- [5] Lilia R F, Lisney A V P, Jhon A M C, Alejandra J M. Functional diversity and species diversity in flooded and unflooded tropical forests. *Acta Oecologica*, 2022, 114(8): 103814.
- [6] 王丽虹, 杨磊, 刘玲, 何亮, 蒋万祥, 申恒伦, 朱天顺, 潘保柱. 南四湖沉水植物物种多样性和功能多样性对水深梯度的响应. *生态学报*, 2020, 40(17): 6233-6242.
- [7] 何欣月, 王宁, 刘均阳, 李秋嘉. 黄土丘陵区植物群落多样性及生物量随土壤水分梯度变化特征. *生态学杂志*, 2021, 40(1): 31-40.
- [8] Field C. *Climate change 2014: impacts, adaptation and vulnerability: working Group II contribution to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, 2014
- [9] Jiang P P, Wang H M, Meinzer F C, Kou L, Dai X Q, Fu X L. Linking reliance on deep soil water to resource economy strategies and abundance

- among coexisting understorey shrub species in subtropical pine plantations. *New Phytologist*, 2020, 225(1): 222-233.
- [10] Gaston K J. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 2000, 405(6783): 220-227.
- [11] 王寅, 王健铭, 曲梦君, 李景文. 干旱内陆河流域植物群落构建过程及其关键驱动因素. *生物多样性*, 2022, 30(2): 5-20.
- [12] Murphy K, Carvalho P, Efremov A, Grimaldo J T, Molina-Navarro E, Davidson T A, Thomaz S M. Latitudinal variation in global range-size of aquatic macrophyte species shows evidence for a *Rapoport* effect. *Freshwater Biology*, 2020, 65(9): 1622-1640.
- [13] Song M H, Dong M. Clonal plants and plant species diversity in wetland ecosystems in China. *Journal of Vegetation Science*, 2002, 13(2): 237-244.
- [14] Zhou Y, Jiao L, Qin H J, Li F. Effect of environmental stress on the nutrient stoichiometry of the clonal plant *Phragmites australis* in inland riparian wetlands of northwest China. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 705319.
- [15] 付裕, 黄康祥, 蔡锦枫, 陈慧敏, 任久生, 万松泽, 张扬, 任珩, 毛璐, 石福习. 三江平原沼泽湿地 4 种优势植物空间格局对不同水位环境的响应. *生物多样性*, 2022, 30(3): 4-14.
- [16] da Silva F H B, da Cunha C N, Overbeck G E. Seasonal dynamics of flooded tropical grassland communities in the pantanal wetland. *Wetlands*, 2020, 40(5): 1257-1268.
- [17] Yu H W, Wang L G, Liu C H, Yu D, Qu J H. Effects of a spatially heterogeneous nutrient distribution on the growth of clonal wetland plants. *BMC Ecology*, 2020, 20(1): 59.
- [18] Latzel V, Rendina González A P, Rosenthal J. Epigenetic memory as a basis for intelligent behavior in clonal plants. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1354.
- [19] Nosalewicz A, Sicińska J, Śmiech M, Nosalewicz M, Wiącek D, Pecio A, Wach D. Transgenerational effects of temporal drought stress on spring barley morphology and functioning. *Environmental and Experimental Botany*, 2016, 131: 120-127.
- [20] 于飞海, 董鸣. 生态学研究热点——克隆植物生态学. *植物杂志*, 2001, (3): 32-33.
- [21] 王沫竹, 董必成, 李红丽, 于飞海. 根茎型植物扁秆荆三棱对光照强度和养分水平的生长响应及资源分配策略. *生态学报*, 2016, 36(24): 8091-8101.
- [22] Janovský Z, Herben T. Reaching similar goals by different means-Differences in life-history strategies of clonal and non-clonal plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2020, 44: 125534.
- [23] Wang T, Fang L Z, Wang C L, Liu C H, Yu D, Li H F. Water depth rather than substrate heterogeneity affects the clonal performance of the stoloniferous submerged plant, *Vallisneria spiralis* L. *Flora*, 2022, 287: 151995.
- [24] Cao X X, Xue W, Lei N F, Yu F H. Effects of clonal integration on foraging behavior of three clonal plants in heterogeneous soil environments. *Forests*, 2022, 13(5): 696.
- [25] 王勤花, 尉永平, 张志强, 唐霞. 干旱半干旱地区河流健康评价指标研究分析. *生态科学*, 2015, 34(6): 56-63.
- [26] Mabidi A, Bird M S, Perissinotto R. Relationships between vegetation cover (*Schoenoplectus decipiens*) and wetland macroinvertebrate assemblages in a semi-arid landscape (Eastern Cape Karoo, South Africa). *Hydrobiologia*, 2020, 847(9): 2049-2064.
- [27] 丁茂. 内蒙古干旱、半干旱区主要生态环境问题及治理对策. *内蒙古林业*, 2019, (5): 36-39.
- [28] 李发鹏, 穆文彬, 肖恒. 北方干旱半干旱地区以水定地问题探析. *华北水利水电大学学报: 自然科学版*, 2021, 42(2): 104-108.
- [29] 何超禄, 吕海深, 朱永华, 李文韬, 谢冰绮, 徐凯莉, 刘明文. TIGGE 降水预报在中国干旱半干旱地区的适用性评估. *干旱区研究*, 2022, 39(2): 368-378.
- [30] 徐小娟, 陈欢. 流动分析仪测定皖北地区砂姜黑土全氮、全磷含量的研究. *安徽化工*, 2022, 48(4): 83-87.
- [31] Shannon C E. A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal*, 1948, 27(3): 379-423.
- [32] Pagel P, Freed J K, Lien C. *Journal of cardiothoracic and vascular anesthesia*. 1997, 11: 812-812.
- [33] 孙小祥, 易雪梅, 黄远洋, 冉义国, 罗高行, 马茂华, 吴胜军. 三峡水库坝下江心洲植物群落及其性状对不同水淹强度的响应. *生态学报*, 2021, 41(23): 9481-9491.
- [34] Zhang Z H, Hou J H, He N P. Predictability of functional diversity depends on the number of traits. *Journal of Resources and Ecology*, 2021, 12(3): 332-345.
- [35] Mason N W H, Mouillot D, Lee W G. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 2005, 111(1): 112-118.
- [36] 贾鹏, 杜国祯. 生态学的多样性指数: 功能与系统发育. *生命科学*, 2014, 26(2): 153-157.
- [37] 周晓果, 温远光, 王磊, 孙冬婧, 明安刚, 贾宏炎, 朱宏光, 赵岩岩, 李锦良, 黄勇杰, 梁佳. 岩溶石漠化不同修复林分林下植被和植物多样性的变化. *广西科学*, 2022, 29(1): 71-87.
- [38] Yuan Z L, Xiao M, Su X, Zhao H, Li Y S, Zhang H P, Zhou Z Y, Qi R, Chen Y, Wang W. Effects of environment and human activities on plant diversity in wetlands along the Yellow River in Henan Province, China. *Diversity*, 2022, 14(6): 470.
- [39] Jiao L, Liu X R, Wang S J, Dong X G, Li F, Xin C L. Spatial expansion strategy of the clonal modules for *Phragmites australis* and response to environmental factors in an inland river wetland. *Polish Journal of Environmental Studies*, 2019, 29(2): 1185-1196.
- [40] 焦德志, 钟露朋, 张艳馥, 潘林, 杨允菲. 扎龙湿地不同生境芦苇分株的形态特征及生物量分配的异速关系. *生态学报*, 2022, 42(15): 6103-6110.
- [41] Song T J, An Y, Wen B, Tong S, Jiang L. Very fine roots contribute to improved soil water storage capacity in semi-arid wetlands in Northeast

- China. CATENA, 2022, 211: 105966.
- [42] 钱亦兵, 蒋进, 吴兆宁. 艾比湖地区土壤异质性及其对植物群落生态分布的影响. 干旱区地理, 2003, 26(3): 217-222.
- [43] 杜泉滢, 李智, 刘书润, 刘鸿雁. 干旱、半干旱区湖泊周围盐生植物群落的多样性格局及特点. 生物多样性, 2007, 15(3): 271-281.
- [44] Li Y P, Xu H, Chen J, Xiao Y H, Ni Y L, Zhang R Y, Ye W H, Lian J Y. Effects of soil resource availability on patterns of plant functional traits across spatial scales. Ecology and Evolution, 2022, 12(2): e8587.
- [45] 朱雅娟, 叶学华, 初玉, 高树琴, 董鸣. 降水对鄂尔多斯高原克隆植物分布的影响. 生态学报, 2020, 40(3): 952-963.
- [46] Pan Y W, Ying Z X, Nobis M P, Hersperger A M, Shi C, Ge G. Effect of soil spatial configuration on *Trifolium repens* varies with resource amount. PLoS One, 2022, 17(1): e0263290.
- [47] 王悦骅, 王占海, 沈婷婷, 王忠武. 浅谈降水变化对植物多样性和生产力的影响. 草原与草业, 2022, 34(2): 15-19.
- [48] Tang H R, Bai J S, Chen F Y, Liu Y, Lou Y J. Effects of salinity and temperature on tuber sprouting and growth of *Schoenoplectus nipponicus*. Ecosphere, 2021, 12(3): e03448.
- [49] Pinheiro A M, Silva Matos D M, Dawson W, Xavier R O. Effect of rhizome exposure to contrasting abiotic conditions on the performance of the invasive macrophyte *Hedychium coronarium* J. Koenig (Zingiberaceae). Plant Ecology, 2021, 222(3): 375-385.
- [50] 赵建中, 刘伟, 周华坤, 张毓, 于龙, 许庆民. 模拟增温效应对矮蒿草生长特征的影响. 西北植物学报, 2006, 26(12): 2533-2539.
- [51] 季艳林, 赖慧灵, 郑茹萍, 丁卉, 孙维红, 邹双全. 植物涝渍胁迫激励机制研究进展. 生物技术进展, 2016, 6(1): 1-5.
- [52] Karlova R, Boer D M, Hayes S, Testerink C. Root plasticity under abiotic stress. Plant Physiology, 2021, 187(3): 1057-1070.
- [53] 薛晨阳, 李相虎, 谭志强, 李珍. 鄱阳湖典型洲滩湿地植物群落稳定性及其与物种多样性的关系. 生态科学, 2022, 41(2): 1-10.
- [54] Qi Q, Zhang D J, Zhang M Y, Tong S Z, An Y, Wang X H, Zhu G L. Hydrological and microtopographic effects on community ecological characteristics of *Carex schmidtii* tussock wetland. Science of the Total Environment, 2021, 780: 146630.
- [55] 肖德荣, 田昆, 张利权. 滇西北高原纳帕海湿地植物多样性与土壤肥力的关系. 生态学报, 2008, 28(7): 3116-3124.
- [56] Valencia E, Maestre F T, Le Bagousse-Pinguet Y, Quero J L, Tamme R, Börger L, García-Gómez M, Gross N. Functional diversity enhances the resistance of ecosystem multifunctionality to aridity in Mediterranean drylands. New Phytologist, 2015, 206(2): 660-671.
- [57] 石娇星, 许沼山, 方晓晨, 郑丽婷, 张宇, 鲍迪峰, 杨安娜, 阎恩荣. 中国东部海岛黑松群落功能多样性的纬度变异及其影响因素. 植物生态学报, 2021, 45(2): 163-173.
- [58] Cubino J P, Axmanová I, Lososová Z, Večeřa M, Bergamini A, Bruehlheide H, Dengler J, Jandt U, Jansen F, Pätzsch R, Chytrý M. The effect of niche filtering on plant species abundance in temperate grassland communities. Functional Ecology, 2022, 36(4): 962-973.
- [59] Smith E A, Holden E M, Brown C, Cahill J F Jr. Disturbance has lasting effects on functional traits and diversity of grassland plant communities. PeerJ, 2022, 10: e13179.
- [60] Wang C Y, Wang J B, Zhang F W, Yang Y S, Luo F L, Li Y N, Li J X. Stability response of alpine meadow communities to temperature and precipitation changes on the Northern Tibetan Plateau. Ecology and Evolution, 2022, 12(2): e8592.
- [61] 罗艳, 贡璐, 朱美玲, 安申群. 塔里木河上游荒漠区 4 种灌木植物叶片与土壤生态化学计量特征. 生态学报, 2017, 37(24): 8326-8335.
- [62] 张剑, 齐璇璇, 刘冬, 赵海燕, 谢欢杰, 曹建军. 干旱区湿地芦苇各器官生态化学计量对土壤因子的响应. 生态学杂志, 2021, 40(3): 701-711.
- [63] 韩大勇, 牛忠泽, 伍永明, 高健. 水热条件共同驱动新疆湿地植物丰富度空间分布格局. 干旱区地理, 0901M1MxY5DQDGrxoqkGL9RqmHnXxNpLuFaSWxRUKkMrSM2WogKtlfHQYA = = : 1-12.
- [64] Oelmann Y, Wilcke W, Temperton V M, Buchmann N, Roscher C, Schumacher J, Schulze E D, Weisser W W. Soil and plant nitrogen pools are related to plant diversity in an experimental grassland. Soil Science Society of America Journal, 2007, 71(3): 720-729.
- [65] Sullivan G, Callaway J C, Zedler J B. Plant assemblage composition explains and predicts how biodiversity affects salt marsh functioning. Ecological Monographs, 2007, 77(4): 569-590.
- [66] Thakur D, Münzbergová Z. Rhizome trait scaling relationships are modulated by growth conditions and are linked to plant fitness. Annals of Botany, 2022, 129(5): 529-540.
- [67] Mingye, Zhang. Flooding effects on population and growth characteristics of *Bolboschoenus planiculmis* in Momoge wetland, northeast China. Ecological Indicators, 2022, 137: 108730.
- [68] Zhou T C, Sun J, Liu M, Shi P L, Zhang X B, Sun W, Yang G, Tsunekawa A. Coupling between plant nitrogen and phosphorus along water and heat gradients in alpine grassland. The Science of the Total Environment, 2020, 701: 134660.
- [69] 焦亮, 刘雪蕊, 王圣杰, 董小刚. 敦煌阳关湿地芦苇克隆构件空间拓展策略及其对土壤环境因子的响应. 生态学报, 2019, 39(14): 5317-5325.